

Microfiltres et ciliatures branchiales des ascidies littorales en microscopie électronique

par Françoise MoxNIOT *

Résumé. — Un filtre constitué de sécrétions filamenteuses entrecroisées provenant de l'endostyle est étendu sur la face interne de la branchie de toutes les familles d'ascidies littorales. Le courant d'eau qui le traverse est créé par les battements ciliaires dans les stigmates tandis que la translation du filtre muqueux est due aux ciliatures courtes des papilles et sinus saillants dans la cavité branchiale. Le filtre est extrêmement fin et capable de retenir des particules de l'ordre de 0,1 μm . Il n'est pas sélectif. Les particules sont agglutinées sur les mailles du filtre et ingérées avec lui.

Abstract. — *Microfilters and branchial ciliations of shallow water ascidians in electron microscopy.* — A filter made of a meshwork of filaments secreted by the endostyle is spread over the internal surface of the branchial sac in all the families of shallow water ascidians. The water current passing through it is created by the ciliary beating in the stigmata while the translation of the mucous filter is assumed by short cilia of the top of the branchial papillae and sinus. The microfilter is extremely fine and able to stop particles of about 0.1 μm . It is not selective. The particles are agglutinated on the meshwork and ingested with it.

Les connaissances acquises sur la structure fine du filtre branchial des ascidies et son mode de formation sont très incomplètes. Cette situation est probablement due à l'apparente simplicité du mécanisme permettant la capture des particules en suspension dans l'eau chez les tuniciens filtreurs. En 1834 déjà, LISTER constatait la rétention des particules sur « une membrane » qui double probablement la branchie intérieurement (p. 79). De nombreuses expériences ont été faites depuis. Toutes ont montré que l'eau chargée de particules à l'entrée du siphon buccal est, à sa sortie par le siphon cloacal, débarrassée des matières en suspension. Plusieurs auteurs ont calculé le taux de filtration d'espèces d'ascidies variées, *in situ* ou en aquarium en faisant varier les conditions du milieu. Beaucoup d'auteurs ont observé *in vivo* comment des particules colorées étaient retenues dans la branchie au cours de la filtration ; presque tous ont admis l'existence d'un filtre interne aux tissus branchiaux. JORGENSEN et GOLDBERG, 1953, grâce à l'emploi de graphite colloïdal, ont précisé que des particules mesurant 1 μm seulement étaient effectivement retenues sur le filtre. En 1954, WERNER et WERNER ont bien étudié le mécanisme grâce auquel un filtre sécrété par l'endostyle se déplace au-dessus des structures ciliées saillantes à l'intérieur de la branchie, en entraînant les particules retenues. La circulation de l'eau qui traverse la branchie est assurée par les cils des stigmates dont les battements ont fait l'objet de plusieurs travaux de physio-

* Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

logie. Le travail de MACKIE *et al.*, 1974, par exemple, donne des informations précises sur le fonctionnement des eils bordant les stigmates et leur innervation.

L'étude histologique des tissus branchiaux n'a pas été très poussée, sauf celle de l'endostyle. RELINI, ORSI et PESTARINO, 1976, ont observé la branchie de *Microcosmus polymorphus* en microscopie photonique. MACKIE *et al.*, 1974, ont décrit les cellules ciliées des stigmates de *Corella willmeriana* étudiées en microscopie électronique à transmission. Les études sur l'endostyle sont citées par GOODBODY, 1974. Des photographies de branchies au MEB ont été publiées par FIALA-MÉDIONI, 1978, qui ne les a pas interprétées.

La texture des sécrétions recouvrant la branchie n'a jamais été figurée bien que ce filtre ait été régulièrement signalé, soit sous forme d'une couche répartie de façon uniforme dans toute la cavité branchiale, soit sous forme de lambeaux formant alors un filtre discontinu (MILLAR, 1971). CROXALL, 1971, a observé plusieurs couches superposées chez les Stolidobranches. L'arrêt puis la reprise des sécrétions de l'endostyle signalés par plusieurs auteurs peuvent faire penser à des discontinuités momentanées du filtre branchial.

L'analyse chimique des sécrétions endostylaires a été abordée plusieurs fois et l'essentiel des connaissances à ce sujet est résumé dans l'ouvrage de GOODBODY, 1974. Il semble que les sécrétions muqueuses soient moins importantes que ne le supposaient les anciens auteurs. La membrane filtrante serait formée de mucoprotéines iodées. Des enzymes digestives feraient partie de ces composants.

La technique de séchage au point critique permet de mettre en évidence le filtre branchial dans plusieurs familles d'ascidies ainsi que les ciliatures qui supportent et transportent le réseau de sécrétions. La progression du microfiltre est assurée différemment dans les diverses familles. La complication croissante des structures ciliées internes de la branchie est liée au degré d'évolution des animaux (F. ΜΟΝΝΙΟΤ, 1979). Cette évolution va dans le sens de l'amélioration du taux de filtration. Ceci se trouve d'ailleurs confirmé si on analyse les résultats obtenus par FIALA-MÉDIONI, 1978a, au cours de la mesure *in situ* des taux de filtration d'ascidies Phlébobranches et Stolidobranches.

MATÉRIEL

Toutes les ascidies étudiées sont littorales ; elles ont été prélevées dans des milieux divers et des zones géographiques éloignées afin d'éviter les convergences possibles entre des animaux d'écologie semblable. Toutes les espèces observées ne sont pas figurées dans ce travail ; la liste suivante indique les espèces étudiées en microscopie électronique à balayage, celles marquées d'un astérisque ont également fait l'objet d'observations en microscopie électronique à transmission.

Aplousobranches :

- Diplosoma listerianum* (Milne-Edwards, 1841) ; Dinard
- **Sidnyum argus* (Milne-Edwards, 1841) ; Dinard, Roscoff
- Ritterella pulchra* (Ritter, 1901) ; Vancouver Island
- **Clavelina lepadiformis* (Müller, 1776) ; Dinard

Phlébobranches :

- **Ciona intestinalis* (Linné, 1767) ; Dinard, Roscoff
- Perophora listeri* Wiegman, 1835 ; Dinard

- * *Ecteinascidia turbinata* Herdman, 1880 ; Baléares
- Ascidia mentula* Müller, 1776 ; Roscoff
- * *Ascidia conchilega* Müller, 1776 ; Dinard
- Agnesia glaciata* Michaelsen, 1898 ; Péninsule antarétique
- Corella parallelogramma* (Müller, 1776) ; Bergen

Stolidobranches :

- * *Botryllus schlosseri* (Pallas, 1774) ; Dinard
- * *Dendrodoa grossularia* (Van Beneden, 1846) ; Dinard, Roseoff
- Polycarpa pomaria* (Savigny, 1816) ; Roseoff
- Polycarpa errans* (Hartmeyer, 1909) ; Dinard
- Styela yakutatensis* Ritter, 1901 ; Vancouver Island
- Pyura microcosmus* (Savigny, 1816) ; Dinard
- Pyura multiruga* Monniot & Monniot, 1979 ; mer de Ross
- Molgula occulta* Kupffer, 1875 ; Roseoff
- Molgula pulchra* Michaelsen, 1900 ; Kerguelen
- Molgula socialis* Alder, 1863 ; Dinard

MÉTHODES

Les fixations pour MET ont été faites, après anesthésie au menthol, au glutaraldéhyde 2 % tamponné au cacodylate de sodium suivies d'une postfixation par le tétroxyde d'osmium 2 %. Après inclusion au durcupan ACM, les coupes fines ont été observées au MET Hitachi H U 11 E.

Les échantillons observés au MEB Cambridge 600 du laboratoire ont été fixés soit par la méthode précédente, soit au formol 4 % dans l'eau de mer, soit à l'alcool. Ils ont été déshydratés à l'acétone, séchés au point critique et métallisés à l'or. L'observation du filtre mucoprotéique est délicate à cause de la fragilité de cette structure. Les meilleurs résultats ont été obtenus en disséquant les échantillons après fixation pour ne conserver que la branchie et le siphon buccal non ouverts. Le sac branchial a été ouvert après séchage au point critique.

LA CILIATURE DES STIGMATES, MOTEUR DE L'EAU

Quelle que soit la forme des stigmates, droits ou spiralés, et leur taille, la structure des cellules ciliées est équivalente. La longueur des cils est variable (10 à 20 μm) mais toujours suffisante pour que l'orifice stigmatique soit fermé quand les cils sont étendus (fig. 1). L'implantation des cils est perpendiculaire au plan de l'orifice stigmatique, les pôles apicaux des cellules ciliées formant une paroi à peu près plane (fig. 2-7-8). Les cellules stigmatiques forment sept rangées parallèles autour de chaque stigmatite chez toutes les espèces observées, sans aucune exception (voir liste ci-dessus) (fig. 2-4-5-7-8-9). Ces cellules sont allongées dans la longueur du stigmatite. En coupe perpendiculaire au plan du stigmatite et à sa longueur on distingue les 7 cellules prismatiques dont la base est plus large que le sommet (fig. 7). Chaque cellule ne porte qu'une rangée d'une vingtaine de cils (fig. 9) bien alignés et jointifs, bordée par une rangée parallèle de villosités (fig. 4-5-6-9). Le nombre de villosités est voisin du nombre de cils sans qu'il y ait correspondance absolue. La ligne de villosités est située du côté interne de la branchie par rapport à la ligne de cils de la même cellule (fig. 8-10).

La hauteur des villosités est variable d'une espèce à l'autre, formant de simples boutons chez *Sidnyum* mais prenant l'aspect de eils chez *Ascidia* (fig. 8). Seules les villosités sont revêtues d'un glycoealix épais (fig. 10). Les eils des cellules stigmatiques ont deux racines formant un angle de 90° environ, implantées sur les parois opposées de la cellule (fig. 7-10). Une plaque basale apparaît très nettement à la base des eils, un peu au-dessus de leur sortie de la cellule (fig. 7-10-11). Cette zone, où s'arrêtent les microtubules, correspond à la zone de cassure que l'on observe en microscopie électronique à balayage. (Les eils ont été volontairement cassés pour mettre en évidence les villosités et l'alignement des implantations (fig. 4-5-6).) Dans la rangée ciliaire d'une même cellule, les bases des eils sont reliées entre elles par une structure plus dense aux électrons située au niveau où partent les racines ciliaires striées (fig. 11). Cette structure joue peut-être un rôle important dans la coordination des battements ciliaires d'une même cellule.

Les cellules stigmatiques contiennent d'abondantes mitochondries qui témoignent de leur intense activité ciliaire (fig. 7-10). La membrane basale qui sépare les cellules ciliées du sinus sanguin interstigmatique est fine ; des cellules sanguines y sont souvent accolées. Je n'ai pas observé de terminaisons nerveuses incontestables.

Les battements ciliaires au niveau des stigmates ont été analysés à plusieurs reprises. Leur efficacité dans la création d'un courant d'eau important est due à la fois à la disposition des cellules et des eils en rangées régulières et à la coordination des battements ciliaires. Ces mouvements ciliaires seraient entretenus grâce à des médiateurs chimiques mais aussi à des commandes nerveuses (MACKIE *et al.*, 1974).

L'ENDOSTYLE

Chez toutes les ascidies, les sécrétions muqueuses qui tapissent intérieurement le sac branchial proviennent de l'endostyle. Les études concernant cet organe ont été nombreuses et GOODBODY, 1974, en a fait la synthèse. Les auteurs s'accordent pour distinguer des zones différentes du fond de la gouttière endostyloire vers ses bords, les unes sécrétrices, les autres ciliées. Plusieurs sécrétions différentes seraient émises, la plupart seraient de nature protéique, les mucines étant moins importantes qu'on l'avait supposé autrefois.

Les sécrétions endostylières proviendraient de bandelettes cellulaires différentes selon les espèces, mais toujours de plusieurs niveaux cellulaires. Les zones ciliées seraient surtout responsables de la progression des sécrétions. Les eils médians de la gouttière endostyloire séparent les sécrétions à droite et à gauche et les dirigent vers l'extérieur (fig. 34). Les ciliatures latérales des zones 3 et 5 de BARRINGTON, 1957, seraient responsables du transport des sécrétions le long de la paroi interne de l'endostyle vers la bande ciliée n° 8 qui distribuerait les filaments du microfiltre des deux côtés de la branchie.

Dans toutes les familles d'ascidies il a été possible d'observer les sécrétions sortant de l'endostyle et s'étendant sur la branchie. Elles sont de deux types : l'une est formée de filaments fins croisés à angle droit et formant une sorte de voile (fig. 17-26), l'autre est constituée de filaments plus gros, irréguliers, moins liés entre eux, ne formant pas un quadrillage mais un enchevêtrement (fig. 27-35).

L'observation au MEB montre que la bande n° 7 de la gouttière endostyloire n'intervient pas dans la constitution de ces réseaux filamenteux déjà formés plus profondément.

La forme distincte des deux réseaux de sécrétions pourrait correspondre aux différences histochimiques constatées dans l'analyse des sécrétions endostylaires. Il semble que les deux sécrétions puissent être simultanées ou indépendantes.

La présence d'enzymes digestives a été plusieurs fois soupçonnée dans les sécrétions endostylaires en raison du grand développement du réticulum endoplasmique (GODEAUX & FIRKET, 1968). Des activités enzymatiques ont effectivement été mises en évidence au niveau de la branche des aséidies par FIALA-MEDIONI & PEQUIGNAT, 1975. Selon ces auteurs, les enzymes seraient localisées le long de l'endostyle, des sinus longitudinaux, des papilles branchiales et du raphé. Ces zones sont justement celles où le filtre branchial est retenu sur les ciliatures et où il s'accumule lorsque les animaux se contractent. Il est donc très vraisemblable que les enzymes sont effectivement sécrétées par l'endostyle et transportées avec la membrane filtrante de la branchie.

LE BOURRELET PÉRICORONAL

La morphologie du bourrelet péricoronal est très variable selon les familles et même les genres d'ascidies. Simple ou double, il comprend toujours une crête densément ciliée (fig. 12), où la ciliature a une disposition en alvéoles (fig. 15). Je n'ai pas observé de micro-filtre au-delà de ce niveau. Il est probable que cette région orale joue un rôle équivalent à celui des sinus transverses ciliés des Aplousobranches en guidant les sécrétions endostylaires vers la région du raphé.

LES CILIATURES BRANCHIALES INTERNES AU PLAN DES STIGMATES

Le tissu branchial a une surface variable selon les espèces, surface de plus en plus grande par rapport à la taille des individus lorsqu'on va des Aplousobranches aux Phlébobranches puis aux Stolidobranches. Au fur et à mesure de l'accroissement de la branchie, des protubérances apparaissent sur sa face interne. Ces épaissements sont creusés de sinus sanguins. La branchie la plus simple, celle des Aplousobranches, est un tissu plan percé de stigmates disposés en rangées parallèles, séparées par des sinus transverses (fig. 12, 13). Les « sinus transverses » sont des bourrelets qui contiennent effectivement des sinus sanguins. Quand la surface branchiale s'accroît, des papilles apparaissent sur les sinus transverses et donnent naissance à des excroissances qui, en se rejoignant, forment des ponts tissulaires : les sinus longitudinaux (fig. 18). Ces stades de développement branchial correspondent aux Phlébobranches.

Enfin chez les Stolidobranches, les sinus longitudinaux se groupent dans certaines parties de la branchie et sous ces sinus groupés, le tissu branchial se plisse (fig. 30).

Ces excroissances internes de la branchie portent des cils sur leur bord libre (fig. 3-19-28-31). Ces cils transportent le microfiltre branchial vers le raphé qui le rassemble en une sorte de cordon qui sera ingéré par l'orifice œsophagien.

1. Les sinus transverses des Aplousobranches

L'ordre des Aplousobranches ne comprend que des animaux coloniaux dont la branchie ne porte pas d'excroissance sur les sinus transverses, même si ceux-ci ont une épaisseur

irrégulière. Les sinus transverses sont plus ou moins saillants dans la cavité branchiale. Dans certains genres, g. *Sidnyum* par exemple, les sinus transverses ne sont pas ciliés, chez d'autres, g. *Ritterella*, seule leur partie dorsale est ciliée (fig. 12-13). Cette ciliature est courte et dense et représente la prolongation de la ciliature bordant les languettes du raphé (fig. 14).

La membrane filtrante (fig. 17) est dans ce cas appuyée sur les crêtes des sinus transverses, ou plus ou moins tendue directement entre l'endostyle et le raphé. Au niveau du raphé les sécrétions provenant des deux côtés de la branchie sont agglutinées et dirigées vers la partie postérieure. Les languettes raphéales (fig. 12-14) sont d'ailleurs rabattues sur la ligne dorsale vers l'œsophage.

Chez les animaux de plus grande taille, les *Clavelina* par exemple, les sinus transverses sont plus saillants dans la cavité branchiale et ciliés sur toute leur longueur. On constate simplement une interruption de la ciliature près de l'endostyle (fig. 16). Il n'y a jamais continuité entre la ciliature la plus externe de l'endostyle (zone 8) et celle des sinus transverses, d'ailleurs dédoublée sur une courte distance (fig. 16).

La membrane filtrante des Aplousobranches est difficile à observer d'une part parce qu'elle est très fragile, mais aussi parce que la branchie, très petite, est difficile à ouvrir sans endommager ces fibrilles adhésives. Le microfiltre (fig. 17) est constitué de filaments entrecroisés dans un plan formant des mailles rectangulaires. Il est difficile de donner la dimension des pores de ce filtre de façon précise. Les mailles en bon état observées sur plusieurs spécimens sont variables mais mesurent de 0,1 à 0,3 μm sur leur plus grand côté. Ce réseau régulier est déjà présent à la sortie de l'endostyle et n'est plus modifié sur la branchie. Même si la fixation puis la déshydratation altèrent les fibres qui constituent le microfiltre, il reste certain que les pores sont très petits et capables de retenir toutes les suspensions particulières, y compris les grosses molécules.

Un réseau semblable mais beaucoup plus régulier a été mis en évidence par FLOOD, 1978, dans la logette de l'appendiculaire *Oikopleura dioica*. Ce filtre est externe à l'animal qui n'a pas de branchie.

Une membrane filtrante a été observée *in vivo* chez les Salpes grâce à des photographies prises en plongée, les animaux étant mis en présence de particules colorées (MADIN, 1974). Les particules de 1 μm étaient retenues par le filtre dans ce cas. Il est donc probable qu'un réseau de sécrétions à mailles très fines existe chez tous les tuniciers filtreurs.

2. Filtre et branchie des Phlébobranches

Dans cet ordre, des papilles apparaissent sur les sinus transverses au cours du développement. Dans certains genres comme *Agnesia*, la branchie reste à ce stade. Les papilles sont alors seules à porter une crête ciliée, les sinus transverses n'acquièrent pas de ciliature. La membrane filtrante est dans ce cas maintenue au-dessus du plan des stigmates par les papilles seules, très saillantes dans la cavité branchiale.

Chez les Perophoridae et dans le genre *Ecteinascidia*, à un stade jeune, des papilles simples apparaissent sur les sinus transverses. Elles bourgeonnent rapidement deux excroissances en forme de T (fig. 18). Ces papilles portent alors une ciliature disposée en deux coussinets allongés dans le sens du sinus transverse, un de chaque côté. Au cours de la croissance des bourgeons antérieur et postérieur, une rangée de cellules ciliées apparaît sur la barre formée par la réunion des T (fig. 19). Quand les papilles se sont rejointes, des

ponts continus sont constitués au-dessus des rangées de stigmates ; ils sont ciliés sur leur face ventrale seulement, c'est-à-dire du côté de l'endostyle (fig. 19). Ce sont les sinus longitudinaux.

Le schéma de formation des sinus longitudinaux illustré par la figure 18 est général et se retrouve dans les stades jeunes des Phlébobranches. Certains genres tels que *Ciona* ou *Ascidia* présentent un développement accru de la partie dorsale des papilles qui supportent les sinus longitudinaux. Cette excroissance forme à son tour une papille secondaire, dont la crête est ciliée et qui dépasse le niveau des sinus longitudinaux dans la cavité branchiale (fig. 3).

Chez les grandes espèces surtout, le tissu fondamental percé de stigmates s'incurve dans les mailles formées par les sinus transverses et longitudinaux croisés (fig. 3). Le microfiltre est maintenu au-dessus du niveau des stigmates par les papilles branchiales primaires, par les sinus longitudinaux et par les papilles secondaires quand elles existent. Les papilles sont plus ou moins dressées au-dessus de la lame fondamentale et leurs mouvements contribuent, avec les mouvements ciliaires, à la translation du filtre vers le raphé.

Le microfiltre des Phlébobranches comprend des fibrilles entrecroisées assez régulièrement pour former des mailles rectangulaires (fig. 22-23). Ce réseau de sécrétions endostylaires est certainement modifié au cours de sa longue translation sur la branchie. D'après les observations faites *in vivo* par différents auteurs (voir GOODBODY, 1974), la sécrétion de l'endostyle n'est pas continue. Il en va certainement de même pour les mouvements ciliaires qui sont peut-être intermittents. Cela pourrait expliquer la fréquence avec laquelle on trouve dans la branchie des champs de membranes filtrantes superposés de façons diverses (fig. 22-23).

Au réseau régulier de fibrilles adhésives s'ajoutent des fibrilles plus grosses et irrégulièrement disposées (fig. 20 à gauche), formant un enchevêtrement accolé au réseau régulier. Ces fibrilles sont également une sécrétion endostylaire que l'on retrouve chez les Stolidobranches (fig. 27-35). Chez les Aplousobranches, j'ai observé des fibrilles semblables mais beaucoup moins denses et moins groupées.

La dimension des mailles mesurées chez *Agnesia glaciata* est en moyenne de même ordre que celle des mailles du filtre de *Sidnyum argus* (Aplousbranche). Les mailles les plus grandes, non déchirées, mesurent environ $0,4 \mu\text{m}$ pour leur plus grand côté, les pores ont une surface approximative de $0,1 \mu\text{m}^2$. Si le réseau est doublé ou triplé sur une grande partie de la surface branchiale dans certaines conditions au cours de la filtration, la maille du filtre devient alors extrêmement petite. Cette maille est également réduite par places quand les filaments plus grossiers et moins adhésifs viennent se superposer à la trame régulière et s'y coller.

Le raphé des Phlébobranches n'a pas une forme constante dans tous les genres. Il peut être formé de languettes indépendantes issues de la ligne médiadorsale de la branchie et a alors la même structure que chez les Aplousobranches (fig. 12-14) ; la crête des papilles est ciliée. Le raphé peut également s'élever en une lame tissulaire dressée au-dessus du tissu fondamental ; dans ce cas son bord libre est entier ou denté. Il porte une série de bandlettes transversales ciliées (fig. 21) qui correspondent aux raccords avec les sinus transverses.

3. Les Stolidobranches

Le plan d'organisation des branchies de Stolidobranches n'est pas fondamentalement différent de celui des Phlébobranches. Le nombre de sinus longitudinaux s'accroît de façon irrégulière selon les régions de la branchie. Les sinus se groupent en amas sous lesquels le tissu fondamental se plisse. De nouveaux sinus apparaissent au sommet des plis, dans un 1^{er} stade sous forme de papilles non ciliées (fig. 31). Dès que ces bourgeons s'allongent, ils acquièrent des cils sur leur face ventrale (fig. 30). Cette disposition se retrouve aussi bien chez les Styelidae, les Pyuridae ou les Molgulidae. Les sinus transverses et les brides parastigmatiques diversement orientées qui peuvent apparaître dans les mailles branchiales ne sont pas ciliés.

La membrane filtrante qui sort de la gouttière endostyloire s'étend de sinus en sinus, appuyée sur leur ciliature (fig. 25-28-35). Elle est extrêmement difficile à observer probablement à cause de la contractilité très grande des Stolidobranches liée à leur forte musculature, qui provoque un contact des plis les uns avec les autres, et l'agglutination du filtre.

Chez *Pyura microcosmus* j'ai pu mettre en évidence deux types différents de sécrétions. L'un est semblable à celui décrit plus haut, en réseau fin quadrangulaire (fig. 26). Cette trame s'observe aussi bien dans la gouttière endostyloire (fig. 24) que sur la crête des sinus longitudinaux (fig. 25) ou entre eux-ci (fig. 26). L'autre sécrétion endostyloire se présente sous forme d'un laeïs irrégulier de filaments plus gros qui ne sont pas tendus comme les précédents (fig. 27). Ces fibres sont souples, irrégulièrement emmêlées et semblent beaucoup moins adhésives que le microfiltre régulier. Quand les deux types de sécrétion sont présents ensemble, les fibrilles les plus grosses sont internes par rapport aux plus fines (fig. 25). Cette superposition de deux sécrétions différentes correspond peut-être à ce qu'a observé CROXALL, 1971, *in vivo* chez les Stolidobranches, c'est-à-dire deux membranes filtrantes.

Chez les Styelidae et les Molgulidae, je n'ai pas pu mettre en évidence le réseau à mailles quadrangulaires qui existe probablement mais seulement un feutrage des filaments qui forment une sorte de voile. Ces filaments sont plus ou moins tendus entre les crêtes ciliées des sinus longitudinaux (fig. 28-35). La porosité de ce filtre est nettement plus grande que celle du réseau à mailles régulières, il est aussi moins adhésif comme l'indique sa propreté plus grande au MEB (comparé avec d'autres espèces prélevées au même point).

Le raphé des Stolidobranches a une forme différente selon les genres. Chez les Styelidae, c'est une lame tissulaire plus ou moins élevée, dont la densité des cellules ciliées croît vers le bord libre qui est plus ou moins enroulé (fig. 32). Les cellules intermédiaires non ciliées portent de nombreuses villosités (fig. 33). Chez les Pyuridae et les Molgulidae, le raphé présente le plus souvent des épaissements en contreforts, densément ciliés, au niveau des sinus transverses. Quand le raphé est découpé en languettes, par exemple chez *Pyura*, chaque languette porte une bandelette transversale ciliée à droite et à gauche (fig. 29).

Les mouvements du raphé, en lame plus ou moins enroulée ou en languettes, contribuent au modelage du cordon des sécrétions mucoprotéiques et des particules qui y adhèrent.

La continuité du microfiltre sur la branchie des Stolidobranches n'est pas certaine. J'ai observé la superposition de membranes filtrantes dans certaines parties de la branchie alors que d'autres en étaient dépourvues. Il est fréquent de trouver un type de sécrétion alors que l'autre manque. Il est possible que les ascidies littorales soient capables de « réguler » leurs sécrétions endostyloires en fonction de leurs besoins ou des particules en suspen-

sion dans l'eau. Les mouvements ciliaires des papilles et des sinus longitudinaux sont peut-être contrôlés par les animaux.

Aussi vraisemblables qu'apparaissent les contrôles des sécrétions et des mouvements ciliaires, il ne faut pas oublier que les images fournies par la microscopie électronique sont prises sur un animal fixé, déshydraté, disséqué et que de nombreux artefacts peuvent apparaître à une échelle aussi petite. Les hypothèses d'anatomie fonctionnelle devront donc être vérifiées par d'autres méthodes.

CONCLUSION

Les observations précédentes permettent de mettre en évidence un microfiltre formé de sécrétions endostylaires (fig. 17-21-24-35). Elles montrent la disposition des ciliatures branchiales et leur rôle. Le courant d'eau est créé par les cils des cellules stigmatiques situés dans la partie la plus externe de la branchie. Les sept rangées ciliaires bordant les stigmates sont soulignées d'une rangée de longues villosités enduites de glycoalyx qui pourraient permettre aux ascidies une appréciation des qualités de l'eau filtrée. Le microfiltre ne vient pas au contact des stigmates, il reste interne aux tissus branchiaux. Il est formé dans l'endostyle par des sécrétions filamenteuses organisées d'une part en un réseau adhésif à mailles rectangulaires, d'autre part en filaments irrégulièrement emmêlés les uns avec les autres. Le microfiltre constitué de l'une ou des deux sécrétions ne peut être sélectif et retient tous les éléments particulaires en suspension dans l'eau, y compris les grosses molécules. Il arrive que le filtre soit colmaté. Les animaux sont alors capables de rejeter par le siphon buccal les particules enrobées dans le réseau muqueux agglutiné. Certaines de ces boulettes ont été observées au MEB et on y reconnaît le filet de sécrétions.

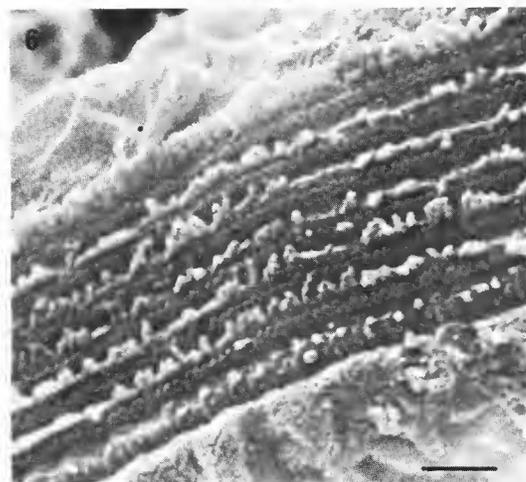
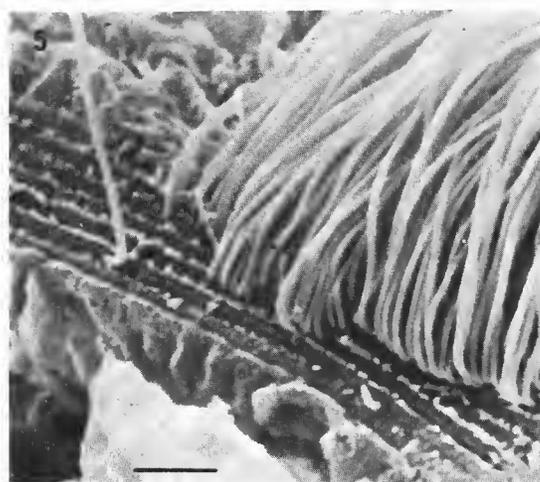
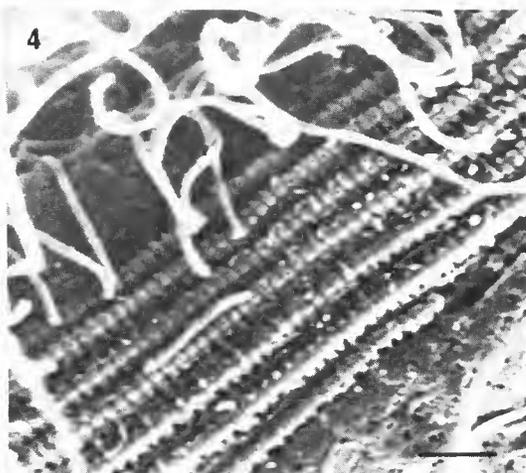
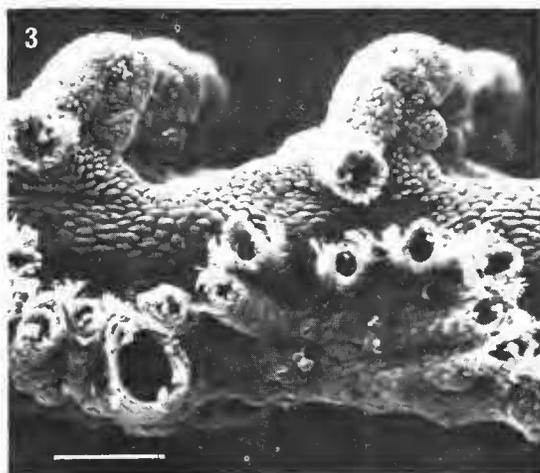
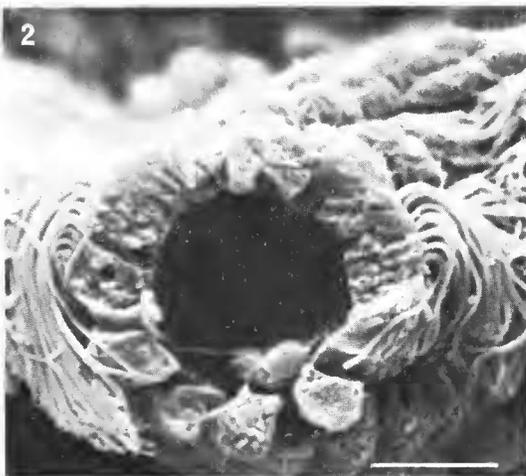
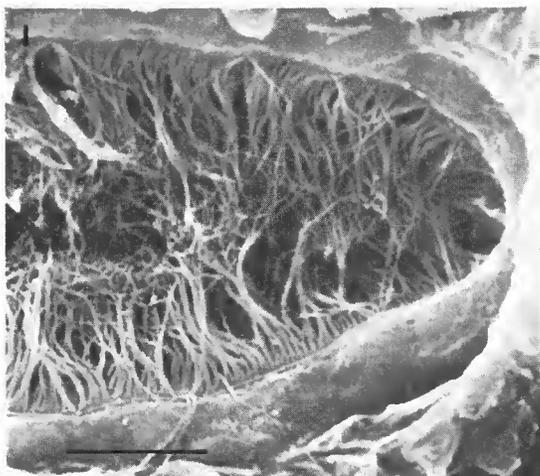
Il est vraisemblable que les protéines mises en évidence dans l'endostyle contiennent des enzymes qui, transportées avec le microfiltre, peuvent commencer une prédigestion des particules retenues sur le réseau adhésif. Une action enzymatique a été mise en évidence de façon globale pour la branchie, une analyse plus précise serait maintenant nécessaire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARRINGTON, E. J. W., 1957. — The distribution and significance of organically bound iodine in the ascidian *Ciona intestinalis* L. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **36** : 1-16.
- CROXALL, J. P., 1971. — The digestive system, feeding and ecology of some New-Zealand ascidians. Ph. D. thesis, Auckland.
- FIALA-MÉDIONI, A., 1978a. — Filter-feeding ethology of benthic invertebrates (ascidians). III. Recording of water current *in situ*. Rate and rhythm of pumping. *Mar. Biol.*, **45** : 185-190.
- 1978b. — A scanning electron microscope study of the branchial sac of benthic filter-feeding invertebrates (ascidians). *Acta zool., Stockh.*, **59** : 1-9.
- FIALA-MÉDIONI, A., et E. PEQUIGNAT, 1975. — Mise en évidence d'activités enzymatiques dans la branchie de filtreurs benthiques (Ascidies). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **281** : 1123-1126.
- FLOOD, P. R., 1978. — Filter characteristics of appendicularian food catching nets. *Experientia*, **34** : 173-175.

- GODEAUX, J., et H. FIRKET, 1968. — Étude au microscope électronique de l'endostyle d'une ascidie Stolidobranche *Molgula manhattensis* Kay. *Annls Sci. nat., Paris, Zool.*, 12^e sér., **10** : 163-186.
- GOODBODY, I., 1974. — The physiology of ascidians. *Adv. mar. Biol.*, **12** : 1-149.
- JØRGENSEN, C. B., et E. D. GOLDBERG, 1953. — Particle filtration in some ascidians and lamelli-branches. *Biol. Bull.*, **105** : 447-489.
- LISTER, J. J., 1834. — Some observations on the structure and function of tubular and cellular Polypi and of Ascidiæ. *Phil. Trans. R. Soc.*, **124** (2) : 365-388.
- MACKIE, G. O., D. H. PAUL, C. M. SINGLA, M. A. SLEIGH et D. E. WILLIAMS, 1974. — Branchial innervation and ciliary control in the ascidian *Corella*. *Proc. R. Soc., London, B*, **187** : 1-35.
- MADIN, L. P., 1974. — Field observations on the feeding behavior of Salps (Tunicata : Thaliacea). *Mar. Biol.*, **25** : 143-147.
- MILLAR, R. H., 1971. — The biology of ascidians. *Adv. mar. Biol.*, **9** : 1-100.
- MONNIOT, F., 1979. — Structures ciliaires assurant le cheminement du film de mucus sur la paroi interne du sac branchial des ascidies Stolidobranches : exemple *Molgula pulchra*. In : Microscopie électronique à balayage, Arnette éd., Paris.
- 1979. — Mise en évidence d'un filtre « micropore » naturel chez les Ascidiacea. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **289** : 927-929.
- RELINI-ORSI, L., et M. PESTARINO, 1976. — Osservazioni fisiomorfologiche sull'apparato digerente di *Microcosmus polymorphus* Heller (Ascidiacea, Pyuridae) I. La parete branchiale filtrante. *Boll. Musei Ist. biol. Univ. Genova*, **44** : 11-24.
- WERNER, E., et B. WERNER, 1954. — Über den Mechanismus des Nahrungserwerbs der Tunicaten, speziell der Ascidien. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **5** : 57-92.

Manuscrit déposé le 14 mars 1979.

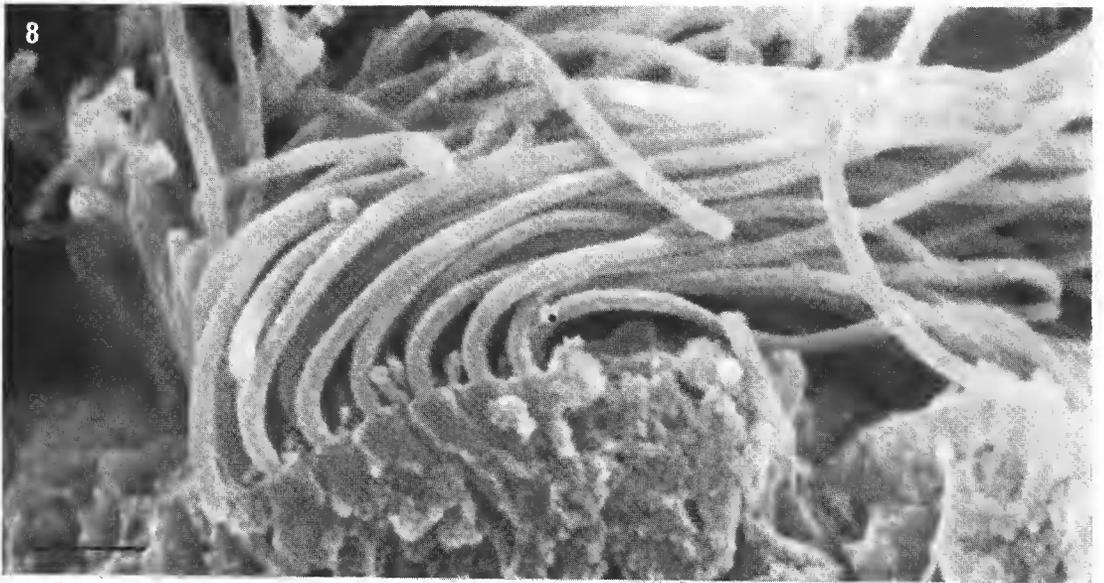
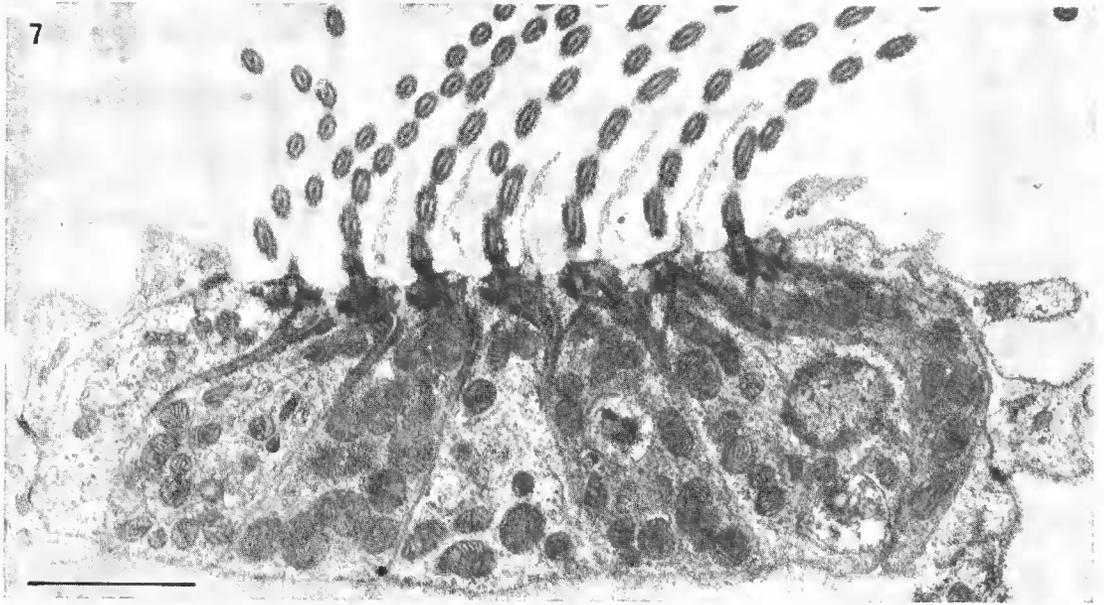


1. — *Ritterella pulchra*, stigmaté (éch. 10 μm).

2-3. — *Ascidia conchilega* : 2, coupe d'un sinus interstigmatique (éch. 5 μm) ; 3, branche en coupe transversant une rangée de stigmates, parallèle à un sinus transverse (éch. 40 μm). On distingue les papilles branchiales secondaires dressées au-dessus des sinus longitudinaux.

4. — *Ciona intestinalis*, bordure d'un stigmaté, les cils étant cassés (éch. 1 μm).

5-6. — *Botryllus schlosseri* : 5, bordure d'un stigmaté les cils partiellement enlevés (éch. 2 μm) ; 6, bordure d'un stigmaté, les cils cassés laissent voir les rangées de villosités (éch. 1 μm).



7-8. — *Ascidia conchilega*, coupes de cellules stigmatiques perpendiculaires aux rangées ciliaires (éch. 1 μm) : 7, coupe montrant les sept cellules ciliées parallèles, l'abondance des mitochondries, les racines ciliaires, les villosités ; 8, aspect des villosités au MEB.